

La larva de *Telmatobius bolivianus* (Anura, Leptodactylidae)

E. O. LAVILLA * & I. DE LA RIVA **

* Instituto de Herpetología, CONICET – Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251,
4000 Tucumán, Argentina

** Departamento de Biología, Facultad de Veterinaria, Universidad de Las Palmas,
c/ Fco. Inglott Artiles 12A, 35016 Las Palmas de Gran Canaria, España

The external morphology and chondrocranium of larvae of the leptodactylid frog *Telmatobius bolivianus* from El Cañadón (3000 m), Chaparé, Bolivia, are described. This tadpole differs from all other larvae known in the genus in having the oral disc modified into a suckerlike device. The possession of this peculiar larva distinguishes *T. bolivianus* from *T. verrucosus*, with which it has been placed in synonymy, and *T. marmoratus*, of which it has been considered a subspecies.

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00111596 2

INTRODUCCIÓN

Las larvas del género *Telmatobius* han recibido cierta atención por parte de diferentes autores (i.a. CEI, 1962, 1980; DIAZ & VALENCIA, 1985; GALLARDO, 1962; FERNANDEZ, 1926; KOSLOWSKY, 1895; LAVILLA, 1983, 1984a-b; LAVILLA & SCROCCHI, 1986; SCHMIDT, 1928; TRUEB, 1979; VELLARD, 1946, 1951, 1953), lo que ha permitido establecer una diagnosis del género basada en caracteres larvales, y la delimitación de dos grupos de especies, denominados meridional y septentrional respectivamente (LAVILLA, 1985, 1988a).

Las larvas de *Telmatobius* habitan en cuerpos de agua permanentes en las tierras altas del oeste de América del Sur, por arriba de los 1400 m s.n.m., y su presencia se ha verificado en lagos, aguas termales, cursos de agua formados en turberas altoandinas y en la porción correspondiente al rhitron de ríos y arroyos (LAVILLA, 1988b). A pesar que la mayoría de los taxa conocidos para este género ocupan este último tipo de ambientes, su morfología en general no refleja caracteres particulares asociados a la vida en torrentes.



Es por eso que el hallazgo de larvas atribuibles a *Telmatobius bolivianus* Parker, 1940, con un conjunto de caracteres diferentes de los considerados diagnósticos para el género, ha llamado nuestra atención, y la descripción de su morfología externa y estructura del condrocraáneo y esqueleto visceral constituye el objeto del presente trabajo.

Esta particular morfología larval nos ha inducido a considerar a *Telmatobius bolivianus* como una especie válida, y no como sinónimo de *T. verrucosus* Werner, 1899 (VELLARD, 1951), o como subespecie de *T. marmoratus* (Duméril & Bibron, 1841) (VELLARD, 1970), tal como se la ha considerado hasta el momento.

La justificación de este acto taxonomico en base a caracteres de adultos será presentada por uno de nosotros (I. R.) en una próxima contribución.

MATERIAL Y MÉTODOS

En este estudio empleamos un lote de larvas de *Telmatobius bolivianus* proveniente del Río Apaza, \pm 3000 m s.n.m., Provincia de Chapare, Departamento Cochabamba, Bolivia ($17^{\circ}05'S$ $65^{\circ}54'W$; la región es conocida localmente como "El Cañadón"). La asignación específica está basada en la asociación larvas-adultos encontrados en la región.

La serie está integrada por ocho ejemplares, en los siguientes estadios de la tabla de GOSNER (1960): est. 30 (1), est. 31 (1), est. 33 (1), est. 35 (1), est. 38 (3), est. 39 (1). Se escogió el ejemplar en estadio 35 para la descripción del condrocraáneo y esqueleto visceral, mientras que las medidas que se brindan en la descripción morfológica fueron obtenidas de las larvas en estadio 38. Todo el conjunto de larvas fué utilizado en la descripción de caracteres cualitativos, los que, con excepción del grado de desarrollo de los miembros posteriores, no mostraron variaciones de importancia.

La toma de medidas siguió las pautas establecidas en LAVILLA & SCROCCHI (1986). Para la preparación del esqueleto analizado se siguió la técnica de diafanización y tinción diferencial de cartilago y hueso propuesta por WASSERSUG (1976).

El material analizado se encuentra depositado en la colección del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, bajo el numero FML 4820, y en el Centro de Estudios Tropicales, Sevilla, España, bajo los números CET A666-670.

RESULTADOS

MORFOLOGÍA EXTERNA

Estas larvas son asignables al "grupo meridional" de especies del genero *Telmatobius* (LAVILLA, 1985), y al conjunto de larvas exotróficas incluidas en la sección I, grupo 2, tipo 2 b de ALTIG & JOHNSTON (1989). Las larvas de *Telmatobius bolivianus* (fig. 1 a) se caracterizan como sigue.



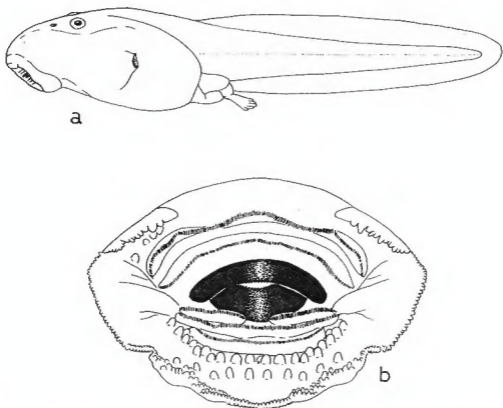


Fig. 1. - *Telmatobius bolivianus*, estadio 38 de GOSNER (1960) (semiesquemático): (a) vista general; longitud total = 74,3 mm; (b) disco oral; ancho máximo = 5,1 mm.

La longitud total de 3 larvas es de 74,3 a 85,8 mm. El cuerpo es deprimido (altura menor que el ancho máximo; $x = 0,83$; $SD = 0,03$) y oval (lados subparalelos) en vista dorsal. El ancho máximo se ubica aproximadamente en la mitad del cuerpo, por delante del tubo espiracular. El hocico es redondeado tanto en vistas dorsal como lateral, y el contorno ventral del cuerpo es convexo.

La boca es ventral y está rodeada por un disco oral grande (ancho disco oral / ancho máximo del cuerpo = $0,77$; $SD = 0,1$) y modificado en forma de ventosa (fig. 1 b). El margen del disco es continuo, y las papilas marginales se disponen en hilera única lateralmente y múltiple mentalmente; anteriormente están interrumpidas, dejando un claro rostral que equivale al 36,9 % ($SD = 1,9$) del ancho del disco. Existen, asimismo, dos hileras de papilas intramarginales en la región mental del disco, y un grupo de papilas supraangulares a cada lado, próximos al claro rostral. En todos los casos las papilas son simples y cónicas.

El pico corneo superior (suprarrostródonte) es más ancho que alto y presenta el margen libre uniforme y ampliamente cóncavo, con aserraduras triangulares poco notables. Es de color negro y está completamente queratinizado.

El pico córneo inferior (infrarrostródonte) presenta el margen libre convexo lateralmente y cóncavo medialmente; las aserraduras y los patrones de pigmentación y queratinización son similares a los del suprarrostródonte.

Los denticulos córneos (queratodontes) son pequeños y se disponen en hileras según la fórmula $2 / (1 - 1) 2$.

Los orificios nasales son ovales y rebordeados, y carecen de proyecciones y de inflexiones. Se disponen de manera oblicua al eje axial en la región dorsolateral del cuerpo (distancia extranasal / ancho del cuerpo a nivel de los orificios nasales = 0,38; SD = 0,003), y están ubicados más cerca de los ojos que del extremo del hocico (distancia frontonasal / distancia nasoocular = 2,91; SD = 0,42).

Los ojos, de posición dorsolateral (distancia extraocular / ancho del cuerpo a nivel de los ojos = 0,59; SD = 0,03), son de tamaño mediano (corresponden al 16,8 % del ancho del cuerpo a nivel de los ojos; SD = 1,0).

El espiráculo es único, izquierdo y visible dorsalmente. La abertura es oval y está plegada en reposo; se ubica en la región lateral del cuerpo y está desplazada hacia el tercio posterior (distancia rostro-espiráculo / longitud del cuerpo = 0,72; SD = 0,04).

La cloaca es basicaudal y está recubierta por un tubo proctodeal cónico, que se origina en el extremo medio-posterior del cuerpo y abre hacia la derecha, cubriendo el origen de la aleta ventral.

Las aletas caudales son proporcionalmente bajas (altura aletas / altura máxima del cuerpo = 0,88; SD = 0,05); son subparalelas en la mitad anterior y ligeramente convergentes posteriormente; el extremo es ampliamente redondeado. El extremo anterior de la aleta dorsal se origina sobre la musculatura epaxial, posterior a la unión cola-cuerpo.

La musculatura caudal es de proporciones normales (altura músculos caudales / altura máxima del cuerpo = 0,53; SD = 0,03).

ANATOMÍA DEL CONDRÓCRÁNEO Y ESQUELETO VISCERAL

Neurocráneo (fig. 2 A)

El neurocráneo está fuertemente condricado, es subcuadrangular y levemente más largo que ancho (índice cefálico = 1,15).

Los cuernos trabeculares corresponden al 35,5 % de la longitud total del neurocráneo, divergen anteriormente y están curvados hacia abajo; los extremos anteriores se presentan en bisel, y se articulan con el cartilago suprarrostral por medio de tejido conectivo. Los cuernos presentan márgenes subparalelos y su ancho es relativamente uniforme en toda su extensión, y en la región posterior llevan procesos laterales poco notables, dirigidos hacia abajo e invisibles dorsalmente.

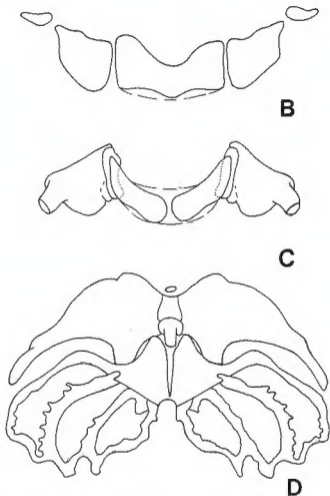
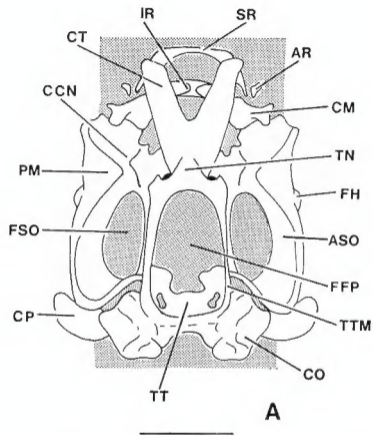


Fig. 2. — Condrocráneo y esqueleto visceral de *Telmatobius bolivianus*: (A) vista dorsal del condrocráneo; AR, adrostral; ASO, arco subocular; CCN, comisura cuadrado nasal; CM, cartilago de Meckel; CO, cápsula ótica; CP, cresta parótica; CT, cuerno trabecular; FFP, fontanela frontoparietal; FH, margen de la fosa hiocadrado; FSO, fenestra subocular; IR, cartilago infrarostrol; PM, proceso muscular; SR, cartilago suprarostrol; TN, techo nasal; TT, tenia tecti medialis y t. t. transversalis; TTM, tenia tecti marginalis; (B) cartilago suprarostral; (C) mandíbula inferior; (D) esqueleto hiobranquial. Escalas: fig. 2 A y 2 D, 6 mm; fig. 2 B y 2 C, 1,5 mm.

La placa etmoidal es de dimensiones reducidas (corresponde al 9,3 % del largo total del neurocráneo), y el septo nasal es bajo, completamente cubierto por el techo nasal, estrecho y corto, que no llega a cubrir los forámenes olfatorios. El complejo de la región nasal se ubica al mismo nivel que la región posterior de los cuernos trabeculares. En la lámina orbitonasal no existen aún indicios de cartilagos nasales.

Los cartilagos orbitales están bien desarrollados, y los forámenes característicos de esta región se encuentran notablemente desplazados hacia atrás, muy próximos al área de inserción del proceso ascendente del palatoc cuadrado. Los forámenes orbitonasal y óptico tienen posición dorsal (el segundo es el más grande), mientras que el foramen oculomotor es el más pequeño de los tres y está ubicado por debajo de los dos anteriores; por su parte, las pilas están reducidas a estrechas bandas de cartilago entre los forámenes. El foramen proótico está cerrado dorsalmente por la tenia tecti marginalis.

La fontanela frontoparietal es grande (corresponde al 46,5 % de la longitud total del neurocráneo) y en su región parietal se observan áreas irregulares, débilmente positivas al colorante (AB+), que corresponderían a la tenia tecti medialis y t. t. transversalis.

El piso de la cavidad craneal está débilmente condricado, y no es posible distinguir los forámenes carotídeos primarios ni los forámenes craneopalatinos.

El arco occipital está dividido ventralmente por la notocorda, y en la región posterior se reconocen los esbozos de los cóndilos occipitales.

Las cápsulas óticas son cuadrangulares, de márgenes cóncavos, y están relacionadas entre sí dorsalmente por un techo sinótico angosto. La cresta parótica es muy conspicua, presentando el aspecto de una lámina cartilaginosa en forma de media luna, que se extiende desde el ángulo anterolateral de la capsula ótica hasta el margen posterolateral del arco subocular, sin fusionarse con éste. La fenestra oval, de posición lateroventral, lleva un esbozo de opérculo.

El proceso ascendente del palatoc cuadrado se une al cartilago orbital a nivel del foramen oculomotor (unión media), y no presenta un proceso ótico. El proceso ascendente se presenta como una lámina cóncava, de posición más o menos vertical, que se continúa con el arco subocular, a su vez proporcionalmente más estrecho, cóncavo y con el margen externo más elevado y engrosado que el interno. El proceso muscular es triangular, terminado en un vértice agudo, y está inclinado medialmente. Próxima a la comisura cuadrado-craneal anterior se ubica la fosa hioc cuadrado, con márgenes proyectados lateralmente y visibles dorsalmente. La comisura cuadrado-craneal anterior está bien desarrollada, y de ella surgen la comisura cuadrado-nasal y el proceso cuadrado-etmoidal.

El cartilago suprarrostral es tripartito (fig. 2 B). El cuerpo es rectangular y tiene un amplio seno en su región media dorsal. Las alas son subtriangulares, con un proceso dorsal posterior corto y agudo y un proceso ventral posterior ampliamente redondeado. La articulación cuerpo-ala es conjuntiva y de reacción negativa al colorante (AB-). Próximos al proceso dorsal posterior de cada ala se ubica un cartilago adrostral, alargado.

En la mandíbula inferior (fig. 2 C), los cartilagos de Meckel son estructuras robustas, con procesos retroarticulares (en el sentido de DE BEER, 1937 y DE JONGH, 1968) muy

marcados. La comisura intramandibular es un ligamento delgado, ubicado en la porción dorsal de la articulación entre el cartilago de Meckel y el infrarrostral de cada lado.

Los infrarrostrales son oblongos y curvos, y en conjunto forman una estructura en forma de media luna. La copula mandibular es conjuntiva y AB-.

Esqueleto hiobranquial (fig. 2 D)

La copula I es oval y muy pequeña, apareciendo como un punto de condricación en el centro de un área ligamentosa.

Los ceratohiales están bien desarrollados. Cada uno de ellos presenta el proceso anterior ancho, corto y romo, el proceso posterior mayor que el anterior y proyectado hacia atrás, y el proceso lateral, que es estrecho y alargado y se curva posterolateralmente. El proceso hio cuadrado se ubica sobre el proceso lateral, como una lámina triangular, delgada y de posición vertical.

La pars reuniens es cuadrangular y más larga que ancha, y está formada por cartilago histológicamente diferente al resto del esqueleto hiobranquial.

La copula II es subcircular y lleva un proceso urobranquial subtriangular y romo.

Las placas hipobranquiales son aproximadamente romboidales, y están separadas entre sí en casi toda su extensión, existiendo un punto de fusión en su extremo posterior.

De los cuatro ceratobranquiales que existen a cada lado, el I y el II están fusionados al hipobranquial y el II tiene el extremo posterior bifurcado. Existe un puente branquial entre los ceratobranquiales III y IV, y el IV es el menos condricado del conjunto. Las espículas y la comisura terminal están débilmente condricadas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

MORFOLOGÍA EXTERNA

La larva de *Telmatobius bolivianus* se diferencia de las restantes larvas conocidas para el género (LAVILLA, 1985, 1988a-b) por los siguientes caracteres:

(1) El disco oral es de tamaño grande (ancho del disco mayor que 2/3 del ancho máximo del cuerpo).

(2) El disco oral está modificado, formando una ventosa funcional.

(3) No existen papilas orales en la región angular.

(4) La fórmula dental es $2 / (1 - 1) 2$.

(5) Difiere de las especies que constituyen el grupo meridional por la presencia de dos hileras de papilas intramarginales mentales en el disco oral, en lugar de una.

Por una confusión involuntaria, en LAVILLA (1988a: 12) se caracteriza el margen del

disco oral como intraangular (con una constricción a cada lado), cuando en realidad el margen carece de constricciones en las larvas de todos los taxa conocidos del género, errata que salvamos aquí.

Dentro del conjunto de telmatobinos inferiores (en el sentido de LYNCH, 1978), el único grupo conocido con larvas cuya morfología externa presenta caracteres asociados a los hábitos torrentícolas son las del género *Telmatobufo*. *Telmatobius bolivianus* difiere de dicho conjunto de especies (FORMAS, 1972, 1988; DIAZ, SALLABERRY & NUÑEZ, 1983; LAVILLA, 1988a-b) en los siguientes caracteres:

- (1) El disco oral es transangular; en *Telmatobufo* es intraangular.
- (2) Las papilas orales marginales dejan un claro rostral; en *Telmatobufo* la hilera marginal de papilas es continua en todo el perímetro del disco.
- (3) La aleta dorsal nace sobre el tercio anterior de la musculatura caudal; en *Telmatobufo* lo hace en el tercio posterior de la musculatura epaxial.
- (4) El origen de la aleta ventral está cubierto por el tubo proctodeal; en *Telmatobufo* surge del tercio posterior de la musculatura hipaxial.

CONDROCRÁNEO Y ESQUELETO VISCERAL

Los datos aquí reportados deben considerarse como preliminares, dado que están basados sólo en un ejemplar en estadio comparable al 35 de la tabla de GOSNER (1960) (problemas de accesibilidad y lo reducido de las poblaciones nos impiden por el momento disponer de series mayores).

No existe información publicada sobre condrocráneo y esqueleto visceral de larvas de telmatobinos inferiores, aunque sí un trabajo en prensa (FABREZI & LAVILLA, en prensa) que analiza bajo este aspecto las larvas de tres especies de *Telmatobius* del noroeste argentino (*Telmatobius ceiorum*, *T. laticeps* y *T. pisanoi*), que son utilizadas aquí como elementos de comparación.

Llama la atención que la larva de *Telmatobius bolivianus*, si bien notablemente modificada exteriormente, es conservadora en cuanto a la estructura del condrocráneo y esqueleto visceral, y que las diferencias que presenta se encuentran solamente en detalles estructurales. En este sentido, conviene resaltar, en *T. bolivianus*, la ausencia de proceso pseudopterigoideo, la ausencia de proceso ótico, la expansión notable de la cresta parótica, la estructura cóncava del arco subocular, y el gran desarrollo que alcanzan algunas fosas y procesos, en especial los relacionados a la articulación esqueleto hiobranquial - palatoc cuadrado.

AGRADECIMIENTOS

E. O. L. agradece al Dr. R. F. LAURENT, al Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo y a la Fundación Alejandro Romay por el apoyo recibido.

I. R. agradece al Dr. J. CASTROVIEJO por su apoyo, así como al Museo de Historia Natural "Noel Kempf Mercado", de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Agradece también la amabilidad de los Dres. N. ARNOLD y B. CLARKE (British Museum), N. CARRILLO (Museo de Historia Natural Javier Prado, Lima), y E. FORNO (Instituto de Ecología, La Paz), por permitir el acceso a las colecciones bajo su cargo. El trabajo en Bolivia fue posible gracias a una beca concedida por la Asociación Amigos de Doñana.

LITERATURA CITADA

- ALTIG, R. & JOHNSTON, G. F., 1989. - Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpet. Monogr.*, **3**: 81-109
- CEI, J. M., 1962. - *Batrachios de Chile*. Ed. Universidad de Chile: i-cviii + 1-128.
- 1980. - Amphibians of Argentina. *Monit. zool. ital.*, (n. s.), Monogr. **2**: i-xii + 1-609.
- DE BEER, G. R., 1937. - *The development of the vertebrate skull*. Oxford, Oxford Univ. Press: 1-554. 143 pl.
- DE JONGH, H. S., 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. *Neth. J. Zool.*, **18** (1). 1-103.
- DIAZ, N., SALLARFRY, M. & NUÑEZ, H., 1983. The tadpole of *Telmatobufo venustus* (Anura: Leptodactylidae) with considerations of generic relationships. *Herpetologica*, **39** (2): 111-113
- DIAZ, N. & VALENCIA, J., 1985. Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia*, **1985**: 175-181.
- FABREZI, M. & LAVILLA, E. O., en prensa. - Anatomía del condrocraqueo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). *Physis*, en prensa
- FERNANDEZ, K., 1926. - Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. *Bol. Acad. nac. Cienc. Córdoba*, **29**: 271-320.
- FORMAS, J. R., 1972. A second species of the Chilean frog genus *Telmatobufo* (Anura: Leptodactylidae). *J. Herpetol.*, **6**, 1-3.
- 1988. - The tadpole of *Telmatobufo bullocki* (Anura: Leptodactylidae) *Herpetologica*, **44** (4): 458-460.
- GALLARDO, J. M., 1962. Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* en la Argentina (Anura: Leptodactylidae). *Neotropica*, **8** (26): 45-58.
- GOSNER, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.
- KOSLOWSKY, J., 1895. Batracios y reptiles de Rioja y Catamarca recogidos durante los meses de Febrero a Mayo de 1895. *Rev. Mus. La Plata*, **6**: 1-14, 4 lám
- LAVILLA, E. O., 1983. - *Sistemática de larvas de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae)*. Tesis Doctoral, Fac. Cs. Nat. Univ. Nac. Tucumán, Argentina: 1-354.
- 1984a. - Redescubrimiento de *Telmatobius hauthali* Koslowsky, 1895, y descripción de su larva. *Acta zool. Iiloana*, **38**: 51-57.
- 1984b. - Larvas de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la Provincia de Tucumán (Argentina). *Acta zool. Iiloana*, **38**: 69-79.
- 1985. - Diagnósis genérica y agrupación de las especies de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) en base a caracteres larvales. *Physis*, (B), **43** (105): 63-67
- 1988a. - Lower *Telmatobiinae* (Anura: Leptodactylidae): generic diagnoses based on larval characters. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **124**: 1-19.
- 1988b. The genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) and its relationship with montane wetlands. In: G. H. DALRYMPLE, W. F. LOFTUS & F. S. BERNARDINO Jr. (eds.), *Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands*, Florida intl. Univ.: 16-17.
- LAVILLA, E. O. & SCROCCHI, G. J., 1986. Morfometría larval de los generos de *Telmatobiinae* (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. *Physis*, (B), **44** (106): 63-67

- PARKER, H. W., 1940. - Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca under the leadership of Mr. H. Cary Gilson, M. A. XII. Amphibia. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, 3 (1): 203-216.
- SCHMIDT, K. P., 1928. The Chilean frogs of the genus *Telmatobius*. *Rev. Chil. Hist. nat.*, 32: 98-105.
- TRUEB, L., 1979. - Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador, with description of a new species *Copeia*, 1979: 714-733
- VELLARD, J., 1946. - El genero *Telmatobius* en la Republica Argentina. *Acta zool. lilloana*, 3: 313-326.
- 1951. - Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. nat. Javier Prado*, 1: 1-89
- 1953. - Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo *marmoratus* y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, 2: 1-53, 4 lám.
- 1970. - Contribución al estudio de los batracios andinos *Rev. Mus. arg. Cienc. nat. "B. Rivadavia"*, Zool., 10 (1): 1-21, 4 pl.
- WASSERSUG, R. J., 1976 - A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Tech.*, 51: 131-134.
- WERNER, F., 1899. - Beschreibung neuer Reptilien und Batrachier. *Zool. Anz.*, 22 (602): 479-484.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.